N° 23. **H. Sägesser,** Bern. — Über den Einfluss der Höhe auf einige biologische Erscheinungen beim Reh *(Capreolus c. capreolus* und bei der Gemse *(Rupicapra r. rupicapra.* (Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen.)

Naturhistorisches Museum Bern.

Einleitung

Seit Bergmann (1847) die nach ihm benannte Regel aufstellte, wonach Warmblüter in kälteren Gebieten grösser sind als in wärmeren, wurde diese Gesetzmässigkeit nicht nur an einer ganzen Reihe von Beispielen erhärtet (Uebersicht bei Hesse 1924), sondern auch formelmässig besser zu erfassen versucht. Obschon der Umsatz nach anderen Untersuchern (Aschoff 1948) der Oberfläche nicht genau proportional ist, wobei unter anderem auch Herzleistung und -gewicht (Hesse 1921a) eine wichtige Rolle spielen, darf doch unterstellt werden, dass die relativ kleinere Oberfläche einer Grossform den Einfluss der Kälte vermindert. Es ist erstaunlich, dass trotz verschiedenartigsten Kälteschutzes (warme Schlupfwinkel, Nester, Winterschlaf, Winterkleid) unter den westeuropäischen Säugern nur 40%, unter den nordamerikanischen nur 19% der Regel nicht folgen (Hesse-Doflein 1943).

Trotz der allgemein bekannten Tatsache, dass mit steigender Höhe die Durchschnittstemperatur abnimmt, wurden sehr wenig Untersuchungen über die Körpergrösse der Warmblüter und ihre Beziehung zur Höhe des Lebensraums unternommen. Für unser Land, das wegen seiner topografischen Struktur solche Beziehungen in grosser Zahl aufweisen müsste, sind überhaupt keine Resultate bekannt. Dies mag damit zusammenhängen, dass durch die Landschaftliche Mannigfaltigkeit eine Tierart fast an jedem Standort wiederum anderen ökologischen Einflüssen ausgesetzt ist, dass es somit äusserst schwer ist, die Wirkung eines Faktors herauszugreifen. Ueckermann (1951 und 1957) untersuchte in einer umfassenden Arbeit die gewichtsbestimmenden Faktoren für das Rehwild, indem er aus einer grossen Zahl von Revieren immer

diejenigen verglich, die in verschiedenen Aspekten übereinstimmten, in einer Hinsicht aber verschieden waren. Auf diese Weise gelang ihm unter anderem auch der Nachweis einer Gewichtszunahme mit steigender Höhe für einzelne Reviere. Dass aber noch lange nicht alle Faktoren gefunden und ins richtige Licht gerückt sind, mag das folgende Beispiel zeigen: Das Verteilungsmuster der Wald- und Feldflächen ist von grosser Bedeutung für das Reh, ebenso die Baumartenverteilung und der geologische Untergrund, (Hesse 1921b) der seinerseits wiederum die soziologische Zusammensetzung der Pfilanzendecke bestimmt. Es konnte nun aber gezeigt werden, dass alle diese Faktoren in der Wirkung überdeckt werden von der

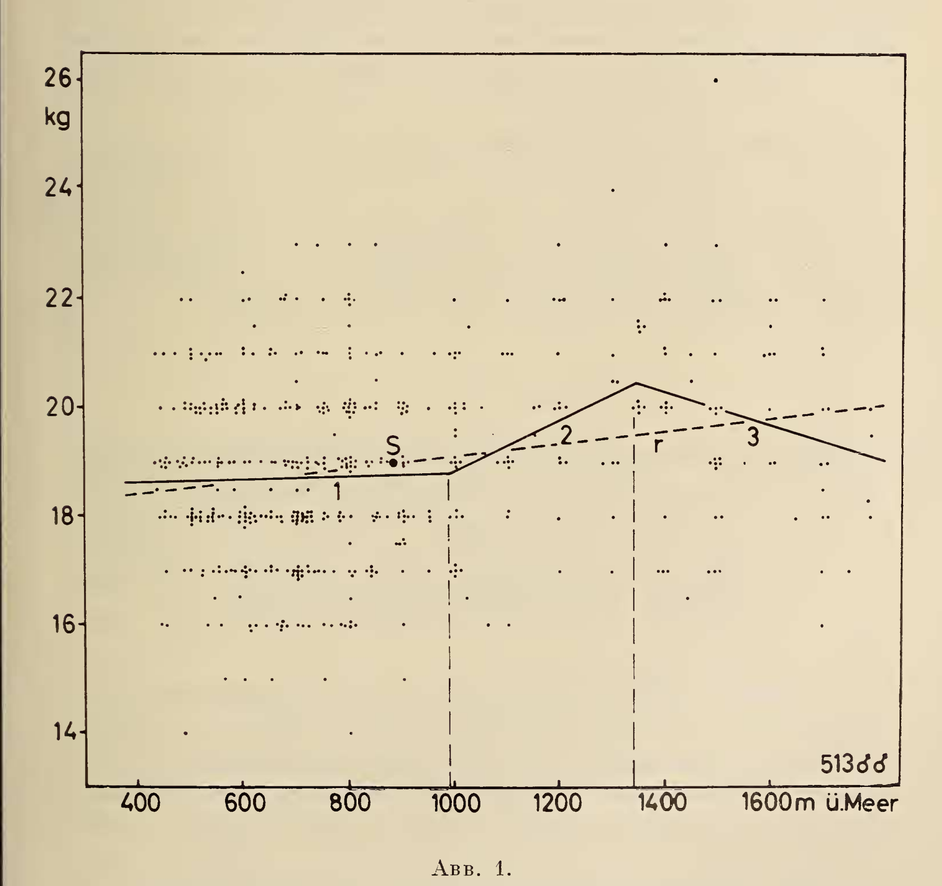


Abb. 1.

Gewichtskurve adulter Rehböcke bei steigender Höhe des Lebensraumes. Ordinate: Gewicht (ausgeweidet), Abszisse: Höhe über Meer.

Gliederung des Waldrandes: Das Reh als „Waldrandtier" ist auf einen möglichst reich gegliederten und „gezahnten" Waldrand angewiesen, sein Gewicht ist dem Index *Waldrandlänge: Waldfläche* direkt proportional, die Durchschnittsgewichte von Sippen aus benachbarten Wäldern können aus diesem Grunde bis zu 3 kg differieren (Sägesser 1966a).

In einer ersten Untersuchung über die Wirkung der Höhe auf das Rehgewicht (Sägesser 1966b) zeigte es sich, dass die Körpermasse nicht proportional zur Höhe (und der mit ihr negativ linear korrelierten Jahres-, Winter- oder Januardurchschnittstemperatur) zunimmt, sondern bis 1000 m konstant bleibt, dann bis 1400 m stark ansteigt, um schliesslich wieder zu sinken (Abb. 1). In der Hoffnung, Gründe für diesen Kurvenverlauf zu finden, wurden beim Reh weitere Aspekte untersucht, die einer Wirkung der Höhe (resp. Temperatur) unterworfen sein könnten, andrerseits wurde die Wirkung auf das Gewicht einer ähnlichen Tierart, der Gemse, als Vergleich herangezogen. Insbesondere scheinen eine Verschiebung der Setzzeit, der Zahl der Jungen im Zusammenhang mit einem höheren Geburtsgewicht und der Lage des Setzplatzes in Frage zu kommen. Das Geburtsgewicht freilebender Rehe aus höheren Lagen ist aus naheliegenden Gründen leider kaum erhältlich.

Material und Methode

Für die Bestimmung der Gewichtskurve bei zunehmender Höhe wurden die Daten aus den Herbstjagden 1964 (Rehböcke) und 1965 (Gemsen) im Kanton Bern (Schweiz) verwendet. Auf den Abschusscheinen wurde zu diesem Zweck neu ein Vermerk über die Meereshöhe des Abschussortes verlangt, der vom kontrollierenden Wildhüter einzutragen war. Es wurden nur ganz ausgeweidete, adulte Tiere berücksichtigt.

Die Angeben über die Setzzeit beim Reh stammen aus einer gemeinsam mit F. Kurt, Zürich im Sommer 1965 durchgeführten Rehkitzmarkierungsaktion, die gleichzeitig mit einer Umfrage bei den Wildhütern des bernischen Mittellandes verbunden war (Sägesser und Kurt, 1966) [1]. Eine weitere Umfrage bei den

[1] Dem Verein zur Förderung des World Wildlife Fund sei für die finanzielle Unterstützung, Herrn Jagdinspektor H. Schaerer (Bern) und den Wildhütern für ihre tatkräftige Mithilfe auch an dieser Stelle gedankt.

Wildhütern des Berner Oberlandes lieferte die Daten für Höhen über 1000 m.

Ergebnisse

1. Einfluss der Höhe auf die Setzzeit beim Reh

Ausgangspunkt unserer Untersuchung ist die Gewichtszunahme adulter Rehböcke mit steingender Höhe (Abb. 1), welche trotz der linearen Abnahme der Temperatur (Sägesser 1966b) anfänglich nicht zum Ausdruck kommt und erst bei rund 1000 m über Meer einsetzt. Ueber die möglichen Ursachen dieses Kurvenverlaufs wird noch zu diskutieren sein. Es stellt sich nun die Frage, ob andere Merkmale, die nach unserem Wissen temperaturbedingt sind, ebenfalls erst von 1000 m an eine Beeinflussung erleiden.

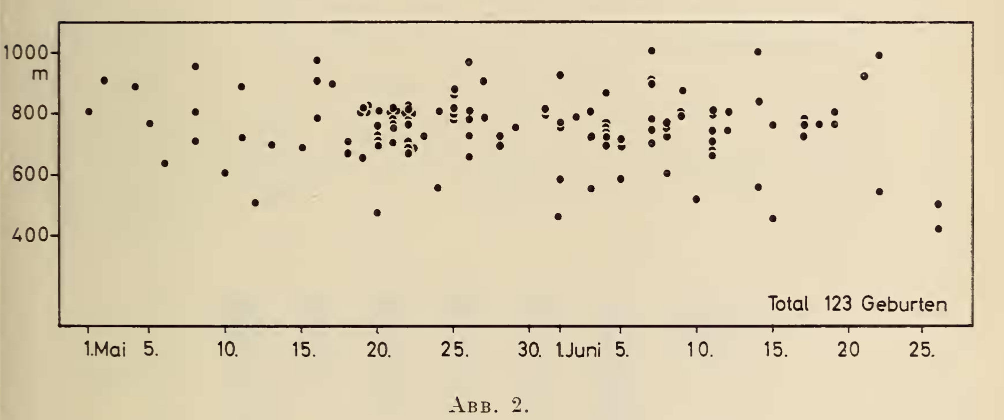


Abb. 2.

Geburtsdatum beim Reh in verschiedener Höhe.
Ordinate: Höhe über Meer, Abszisse: Setzdatum.

Es gilt längst als eine Tatsache, dass gegen Norden zu die Setzzeit beim Reh später stattfindet als in südlicheren Gebieten (Raesfeld 1960). Allgemein gilt der 1. Juni für unsere Breits als mittlerer Setztag (Rieck 1955), unsere Untersuchungen ergaben für das Jahr 1965 den 2. Juni (Sägesser und Kurt 1966). Wie beim Gewicht, so zeigt sich auch beim Setzdatum keine Verschiebung zwischen 450 und 1000 m (Abb. 2). Sowohl in tiefen wie höheren Lagen des Mittellandes finden wir relativ früh (1. Maihälfte)

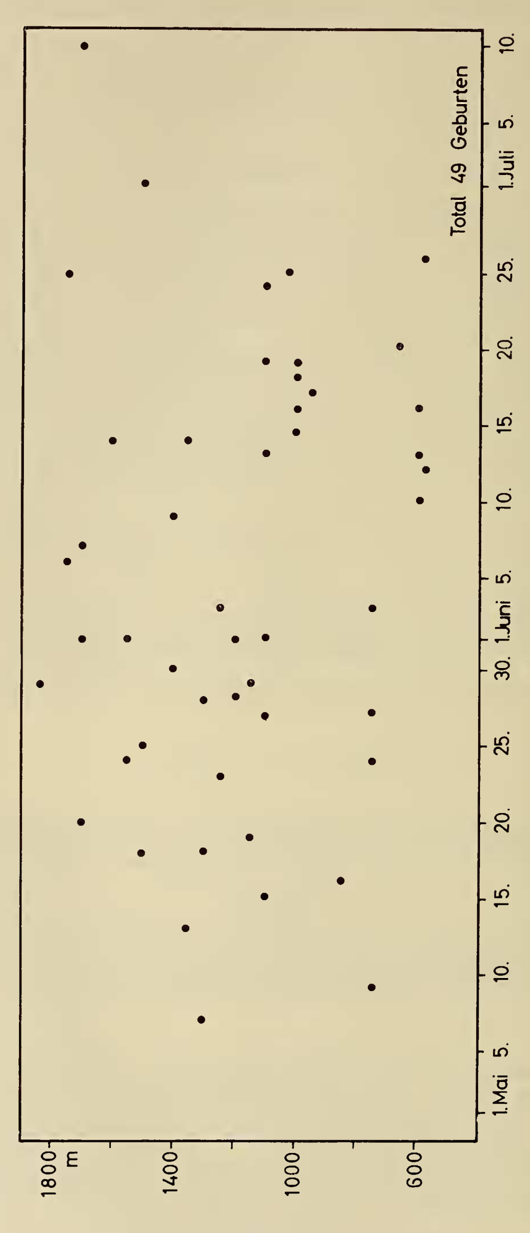


ABB. 3.

Geburtsdatum beim Reh in höheren Lagen des Berner Oberlandes.
Ordinate: Höhe über Meer, Abszisse: Setzdatum.

und relativ spät (2. Junihälfte) gesetzte Kitze; es stellt sich deshalb die Frage, ob in grösserer Höhe analog zum Gewicht eine Temperaturwirkung nachgewiesen werden könnte.

Die Umfrage bei den Wildhütern lieferte 32 brauchbare Angaben über Geburten in Höhen von 1000 m an aufwärts. Diese geringe Zahl ist einerseits darauf zurück zu führen, dass die Wildhüter erst nachträglich zufällige Beobachtungen aus ihren Tagebüchern mitteilten und nicht zum vornherein angehalten waren, Kitze zu beobachten (wie das im Mittelland der Fall war), andererseits ist das Rehwild in höheren Lagen seltener anzutreffen, was deutlich aus der abnehmenden Zahl in Abb. 1 zum Ausdruck kommt.

Überraschenderweise ist keine Verschiebung der Setzzeit festzustellen, der Grossteil der Kitze wird innerhalb der normalen Setzzeit geboren (Abb. 3), obschon die günstige Jahreszeit in den Bergen sicher verspätet einsetzt. Da das Reh-wie auch die arktischen Bären und Marder- durch Einschaltung einer Keimruhe die Tragzeit so stark verlängert, dass sowohl die Brunft- wie auch die Setzzeit in eine bestimmte Jahreszeit fallen, legt das Resultat die Vermutung nahe, dass sich das Reh beim Setzen in irgend einer andern Hinsicht dem Gebirgsklima anzupassen vermag, um damit den komplizierten Mechanismus zur Sicherung der Setzzeti zu ergänzen.

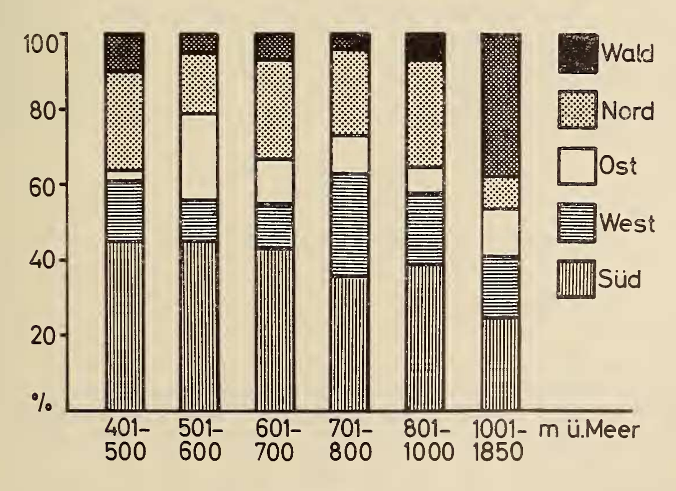


Abb. 4.

Verteilung der Setzplätze in verschiedenen Höhenlagen.

Tabelle 1.

Verteilung von 264 Setzplätzen nach Exposition und Höhe über Meer (bis 3 Wochen alt, wir haben nicht bei allen die Höhe errechnet).

Exposition	401-500 m	501-600 m	601-700 m	701-800 m	801-1000 m	Total (%)
Wald	3	2	4	4	2	15 (5,7)
Nord	8	7	15	23	9	62 (23,5)
Ost	1	10	7	10	2	30 (11,3)
West	5	5	7	27	6	50 (19,0)
Süd	14	20	25	36	12	107 (40,5)
Total	31	44	58	100	31	264 (100)

In Betracht kommt in erster Linie die Lage des Setzplatzes, da sich die Möglichkeit gibt, die Sonnenscheindauer zu regulieren oder vorherrschenden Winden auszuweichen. Im Mittelland konnte festgestellt werden (Sägesser und Kurt 1966), dass Südexpositionen bevorzugt werden. Die grosse Wilddichte bewirkt aber nicht nur eine Verminderung der Nachkommenzahl, sondern sie wirkt sich auch in einer Setzplatzkonkurrenz aus, in dem Sinne, dass bei höherer Weibchendichte die Rehgeissen vermehrt gezwungen sind, auch andere Expositionen als Setzplätze zu wählen. In Abb. 4 ist die Exposition nach Höhenstufen aufgegliedert (Zahlenwerte siehe Tab. 1). Wiederum zeigt sich kein Einfluss der Höhe im Bereich von 400-1000 m. Von 1001 bis 1850 m hat das Reh in viel geringerem

Tabelle 2.

Verteilung der Setzplätze von 1001 bis 1850 m ü. Meer

Exposition	Freies Land	Wald	Total
Nord	2	3	5
Ost	3	2	5
West	4	4	8
Süd	6	0	6
Total	15	9	24

Masse Gelegenheit, innerhalb seines Sippenterritoriums (KURT 1966) eine bestimmte Exposition auszuwählen, da die Bergketten viel gleichförmiger sind als das Hügelland und dem standorttreuen Reh z.B. verwehren, an einen Südhang zu ziehen, wenn sein „home range" gar keinen solchen umfasst. Es ist uns leider nicht möglich, innerhalb eines in bestimmter Richtung exponierten Hanges zu differenzieren, wieviele Setzplätze sich an möglichst sonnigen oder südgerichteten Stellen befinden, hingegen wissen wir, ob eine Geiss im Wald oder im Freien gesetzt hat. Hier finden wir nun einen auffälligen Unterschied zum Tiefland (Tab. 2): Während dort nur selten im Wald gesetzt wird, sind es in hohen Lagen 37,5% der Geburten, wobei in Südexposition kein einziges Kitz im Walde gefunden wurde, in Nord-, Ost- und Westlagen aber die Hälfte. Bei Unterstellung einer zufälligen Verteilung der Süd-, Nord-, Ost- und Westhänge müssten je 25% der Beobachtungen auf eine

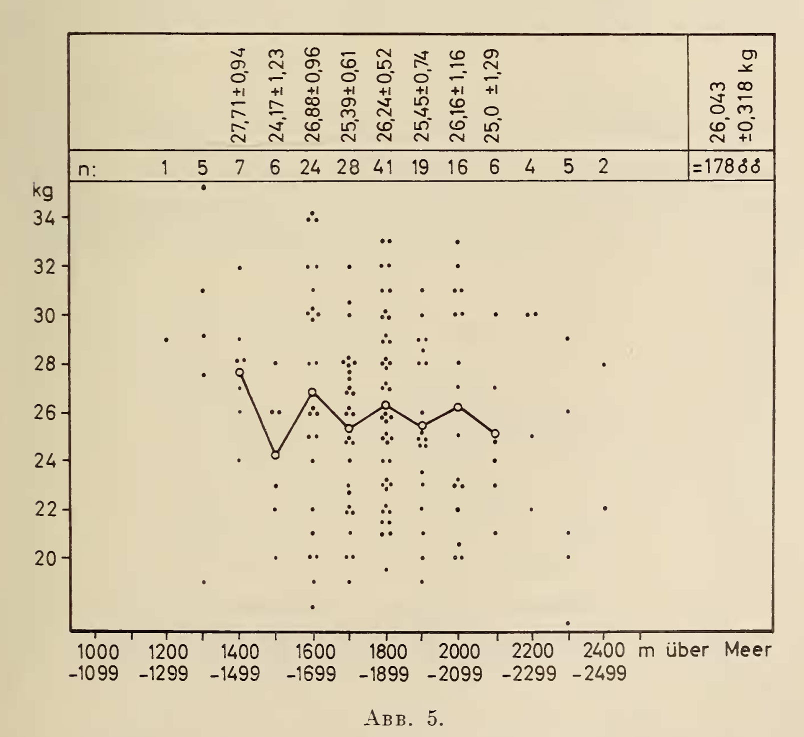


ABB. 5.

Gewichtskurve adulter Gemsböcke bei steigender Höhe des Lebensraumes. Ordinate: Gewicht (ausgeweidet), Abszisse: Höhe über Meer (Berner Oberland).

bestimmte Hanglage entfallen, was auch der Fall ist. Es scheint demnach so zu sein, dass diejenigen Weibchen, welchen die Möglichkeit verwehrt ist, an einem Südhang zu setzen, oft durch die Winde und Niederschläge gezwungen sind, zugunsten des Wetterschutzes auf die Besonnung zu verzichten und ihre Kitze im Wald zur Welt zu bringen.

2. *Einfluss der Höhe auf das Gewicht der Gemse*

Eine 2. Möglichkeit, um den Gewichtsverlauf mit steigender Höhe beim Reh zu untersuchen, sehen wir im Vergleich mit andern Tierarten. In unserem Lande drängt sich in dieser Hinsicht die Gemse auf. Abb. 5 zeigt die Gewichte von 178 adulten Böcken. Der höhere Lebensraum macht es verständlich, dass in tieferen Lagen wenig Tiere erlegt wurden. Diese sind aber nicht leichter als Böcke aus höheren Gebieten. Der fluktuierende Verlauf der Mittelwerte (berechnet bei mindestens 6 Tieren pro Höhenstufe) wurde

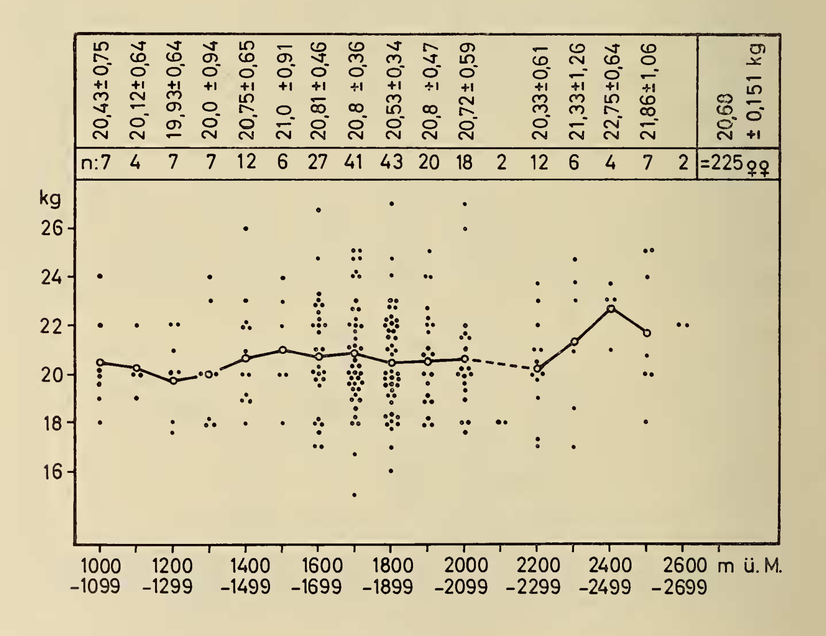


Abb. 6.

Gewichtskurve adulter Gemsgeissen bei steigender Höhe des Lebensraumes. Ordinate: Gewicht (ausgeweidet), Abszisse: Höhe über Meer (Berner Oberland).

statistisch geprüft. Einzig die Gewichtsdifferenz zwischen den ersten beiden Mittelwerten lässt sich sichern; wir müssen demnach auf einen horizontalen Verlauf der Kurve schliessen. Dies zeigt sich deutlich bei den Gemsgeissen (Abb. 6), wobei der Anstieg von 2200 bis 2400 m nicht gesichert ist, sondern auf zuwenig Werte zurückgeführt werden muss. Als Resultat ist demnach festzuhalten, dass die Gemse mit steigender Höhe an Gewicht nicht zunimmt, obschon sie in der Höhenstufe von 1000 bis 1500 m den gleichen Lebensraum bewohnt wie das Reh. Nach Hegg (1961) ist aber die Futterzusammensetzung der beiden Arten insofern verschieden, als die Gemse mehr krautige Pflanzen äst als das Reh.

Diskussion

Eine befriedigende Interpretation des in Abb. 1 gezeigten Gewichtsverlaufs mit zunehmender Höhe beim Reh ist durch die folgenden beiden Hypothesen möglich: 1. Unter 1000 m und über 1500 m sind die Aesungsverhältnisse besonders in schneereichen Wintern oft schlecht, während im Sommer genügend Kraut- und Blattäsung zur Verfüngung steht. Zwischen 1000 und 1500 m dagegen besteht auch im Winter ein vielfältiges Nahrungsangebot (briefl. Mitteilungen Prof. Leibundgut, Institut f. Waldbau der ETH Zürich, Dr. Klötzli, Institut für Geobotanik der ETH Zürich). Die Nahrung würde als begrenzender Faktor eine Gewichtszunahme nach der Bergmannschen Regel in den genannten Höhenstufen verhindern oder zulassen. 2. Das Reh ist unterhalb 1000 m als Folge der ständigen Auslese durch die Jagd zu gross, eine Selektionswirkung durch die Temperatur ist erst von 1000 m an möglich. Krieg warf schon 1936 die Frage auf, ob das Reh auf seinem Weg zum Schlüpfer seine Gewichtsverminderung und Geweihreduktion schon abgeschlossen habe, ob deshalb die jagdliche Auslese, die gekennzeichnet ist durch die Erzielung starker Tiere mit möglichst grossen Trophäen, nicht der natürlichen Selektion diametral entgegen wirke. In vorliegendem Fall neigen wir eher der ersten Möglichkeit zu, einerseits weil im Kanton Bern wegen der Patentjagd von jedem Jäger nach eigener Überlegung gejagt wird, und deshalb der Selektionsfaktor „Jagd“ kaum abzuschätzen ist (bei der Revierjagd wird eher nach einheitlichen Richtlinien gejagt),

andrerseits auch deshalb, weil trotz bester Auslese keine merkliche Steigerung der Körper- und Geweihgrösse erzielt werden konnte; die oekologischen Faktoren erwiesen sich als dem jagdlichen Eingriff als überlegen.

Die vorliegenden Ergebnisse legen die Vermutung nahe, die Setzzeit finde in höheren Lagen synchron zum Mittelland statt, der Grund mag darin liegen, dass wohl die wärmere Jahreszeit später einsetzt, dass diese andrerseits aber auch kürzer ist und deshalb die Setzzeit so früh als möglich stattfinden muss. Es liegen allerdings Beobachtungen vor, die zeigen, dass in Gebirgslagen auch sehr spät gesetzt werden kann: Die Wildhüter melden aus anderen Jahren noch vereinzelte trächtige Geissen im Juli sowie eine verspätete Brunftzeit, im Kanton Schwyz scheint 1965 über 1000 m Höhe die Mehrzahl der Kitze im Juni gesetzt worden zu sein (briefl. Mitteilung W. Fuchs, Ibach), bei Pontresina wurden 1963 alle beobachteten Kitze frühestens am 12. Juni gesetzt (briefl. Mitteilung F. Kurt, Zoologisches Museum Zürich), im Gebiet des Nationalparks wurden 1964 9 Geburten auf den Juni, eine einzige auf den 12. Mai datiert (briefl. Mitteilung Dr. R. Schloeth, Zernez). Es bestehen somit starke Indizien dafür, dass die Setzzeit entgegen den Resultaten aus dem Berner Oberland 1965 in grösserer Höhe doch analog den Gewichtsbefunden temperaturbedingt ablaufen könnte. Umfangreicheres Material des laufenden Jahres wird vielleicht diese Frage abzuklären gestatten.

Der grundlegende Unterschied der Gewichtskurve bei der Gemse (Abb. 5 und 6) im Vergleich zum Reh (Abb. 1) illustriert die durch Ullrich (1940) und Krämer (1966) festgestellten Unterschiede in der Standorttreue der beiden Tierarten: Während das Reh sich zeitlebens nach Möglichkeit am selben Ort aufhält und deshalb der Wirkung der örtlichen Temperatur unterworfen ist, zeigt die Gemse eine ausgeprägte Tendenz, sich vertikal in viel stärkerem Masse zu verschieben als horizontal. Extrem ausgedrückt lebt sie auf der Fallinie. Es hängt von der Tageszeit und anderen Faktoren ab, ob sich eine Gemse 500 m höher oder tiefer aufhält, wenn sie durch den Jäger erlegt wird. Alle Gemsen eines Gebietes sind der Temperatur in gleichem Masse ausgesetzt, ein Gewichtsanstieg nach der Bergmannschen Regel ist deshalb nicht festzustellen. Das Resultat darf somit als Beweis für die Befunde Krämers an markierten Tieren gewertet werden.

LITERATUR

ASCHOFF, J. 1948. *Hundert Jahre Homoiothermie.* Naturwiss. 8/1948.

BERGMANN, C. 1847. *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grösse.* Göttinger Studien.

HEGG, O. 1961. *Analysen von Grosswildkot aus dem Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung.* Rev. suisse Zool. 68: 156-165.

HESSE, R. 1921*a*. *Das Herzgewicht der Wirbeltiere.* Zool. Jb. Abt. Zool. Physiol. 38.

— 1921*b*. *Über den Einfluss des Untergrundes auf das Gedeihen des Rehs.* Zool. Jb. Abt. Zool. Physiol. 38.

— 1924. *Tiergeographie auf œkologischer Grundlage,* p. 392 ff. Jena.

— und F. DOFLEIN. 1943. *Tierbau und Tierleben,* Bd 2.

KRÄMER, A. 1966. *Beobachtungen an markierten Gemsen.* Transact. 7th Congress Int. Game Biologists 1965. Belgrad/Ljublijana.

KRIEG, H. 1936. *Das Reh in biologischer Betrachtung.* Neudamm.

KURT, F. 1966. *Zur Sozialmechanik des Rehs.* Diss. Zürich Manuskript.

RAESFELD, F. von. 1960. *Das Rehwild.* Neubearbeitung W. Rieck (biolog. Teil) 5. Aufl. Hamburg und Berlin.

RIECK, W. 1955. *Die Setzzeit bei Reh-, Rot- und Damwild in Mitteleuropa.* Z. Jagdwiss. 1.

SAGESSER, H. 1966*a*. *Über den Einfluss des Standorts auf das Gewicht beim Reh.* Z. Jagdwiss. 12.

— 1966*b*. *Über die Beeinflussung des Gewichts beim Reh durch einige ökologische Faktoren (1. Teil: Temperatur).* Transact. 7th Congress Int. Game Biologists 1965, Belgrad/Ljubliana.

— und F. KURT. 1966. *Über die Setzzeit 1965 beim Reh.* Mitt. Natf. Ges. Bern, N.F. 22.

UECKERMANN, E. 1951. *Die Einwirkung des Standorts auf das Körpergewicht und die Gehörnbildung des Waldrehes.* Diss. Forstl. Fakultät. Univ. Göttingen, Manuskript.

— 1957. *Wildstandsbewirtschaftung und Wildschadenverhütung beim Rehwild.* Euting.

ULLRICH, H. 1940. *Untersuchungen über die Wanderungen unseres freilebenden Haarwildes.* Deutsche Jagd, Hefte 44, 45.